VISIT…

LANZAROTE Caliente.com

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

РОСТОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ЛАСКОВ Арнольд Аркадьевич

ДИНАМИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ И РАБОТОСПОСОБНОСТИ ЛОШАДЕЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИПОКСИИ

(03.00.13 — физиология человека и животных)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Ростов-на-Дону — 1973

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР

РОСТОВСКИЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

ЛАСКОВ Арнольд Аркадьевич

ДИНАМИКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ И РАБОТОСПОСОБНОСТИ ЛОШАДЕЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ ГИПОКСИИ

(03.00.13 — физиология человека и животных)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

Ростов-на-Дону — 1973

Работа выполнена во Всесоюзном научно-исследовательском институте коневодства

Научные консультанты:

член-корреспондент ВАСХНИЛ, доктор биологических наук, профессор **Курилов Н. В.**
доктор медицинских наук **Малкин В. Б.**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор **Коган А. Б.**
доктор биологических наук, профессор **Кричевская А. А.**
доктор ветеринарных наук, профессор **Ермолаев Б. Б.**

Ведущее высшее учебное заведение — Московская ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева

Реферат разослан «.........» .... 1973 г.

Защита диссертации состоится «.........» .... 1973 г.

в 14 час. 15 мин. на заседании Объединенного Совета по присуждению ученых степеней по биологическим наукам при Ростовском ордена Трудового Красного Знамени государственном университете (ул. Энгельса, 105, ауд. 304)

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке университета (ул. Пушкинская, 148)

Ученый секретарь Совета
доктор биологических наук
П. Ф. Текутов

Кислород играет важнейшую роль в обмене веществ и энергообеспечении жизненных процессов, а его недостаток обусловливает изменение и нарушение многих функций организма, в связи с чем проблема гипоксии является весьма актуальной в биологии. Современная классификация охватывает несколько разновидностей гипоксии, различающихся в основном этиологическими признаками: **гипоксическая гипоксия** наблюдается при понижении парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе (высокогорье, барокамера, газосмеси) или при затруднениях и расстройстве дыхания; **гемическая гипоксия,** возникающая при уменьшении гемоглобина в крови или при его инактивации; **циркуляторная гипоксия,** связанная с различными нарушениями кровообращения; **гистотоксическая гипоксия,** наблюдаемая при нарушении окислительных процессов в тканях и клетках.

Указанные формы гипоксии, за исключением понижения парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе, возникают при патологических процессах, вызывая серьезные нарушения жизнедеятельности организма. Наряду с этим существует **двигательная гипоксия,** являющаяся неотъемлемым физиологическим компонентом интенсивной мышечной деятельности.

Не останавливаясь на формах гипоксии, в основе которых лежит патологическая этиология, следует отметить, что проблема адаптации организма к кислородной недостаточности, связанной с двигательной деятельностью или с понижением парциального давления кислорода во внешней среде, имеет большое значение как в физиологии и медицине, так и в решении ряда теоретических и практических задач ветеринарии и зоотехнии.

Вопросы освоения новых районов, продвижения культурных пород животных в дискомфортные климатические зоны, селекции наиболее жизнеспособных особей и прочее обосновывают необходимость более широкого изучения влияния на организм экстремальных воздействий и, в том числе, кислородной недостаточности.

Весьма существенным является сходство адаптивных реакций при действии на организм не только гипоксии, но и других экстремальных факторов, что отражает общебиологический характер неспецифической резистентности, заложенной в организме всем ходом эволюционного развития (Л. А. Орбели, 1957; Г. А. Васильев, 1958; A. Lacassagne, 1954; J. Berry, 1957 и др.).

Повышение устойчивости к гипоксии обусловлено не только развитием компенсаторных реакций функциональных систем, но и

перестройкой физико-химических свойств тканей и клеточного метаболизма, протекающей в различных направлениях: активация окислительных процессов и поддержание их на относительно высоком уровне;

стимулирование анаэробных реакций, способных компенсировать ограничение окислительного метаболизма;

повышение способности тканей использования малого количества кислорода (З. И. Барбашова, 1960).

В последние годы многие исследователи обнаружили ряд сходных черт при воздействии на организм, с одной стороны, гипоксической гипоксии, а с другой — мышечной работы, что обусловлено физиологической общностью развития адаптивных механизмов к данным стрессовым факторам (З. И. Барбашова, 1960; К. Крыстев, 1962; С. П. Летунов, 1966; В. В. Матов, И. Д. Суркина, 1966; В. Б. Малкин с соавт., 1968; B. Balke, 1964; K. Klausen с соавт., 1967 и др.).

Последнее является важной предпосылкой взаимосвязанного изучения динамики работоспособности в процессе интенсивной двигательной деятельности, сопровождающейся развитием кислородной недостаточности, и при остром и хроническом влиянии гипоксической гипоксии. Экспериментальная гипоксическая гипоксия является специфическим средством воздействия, позволяющим раскрыть индивидуальные различия устойчивости и выявить возможности повышения работоспособности (С. П. Летунов, 1965; В. В. Парин, 1966; А. Б. Гандельсман, 1968 и др.).

Влияние приспособительных реакций, обеспечивающих расширение функциональных возможностей организма и работоспособности в процессе адаптации к гипоксии, а также установление допустимых пределов неблагоприятных воздействий разных форм кислородной недостаточности являлось основным направлением исследований, проведенных нами в 1956—1971 гг. на быстроаллюрных лошадях. Вследствие специфических особенностей и характера использования быстроаллюрные лошади являются биологическим объектом наиболее адекватным для изучения влияния интенсивных мышечных напряжений и гипоксической гипоксии, их взаимосвязи и взаимообусловленности.

Сложный процесс адаптации организма к интенсивной мышечной работе и факторам гипоксии может быть раскрыт лишь при комплексном изучении компенсаторных реакций, что и составляло методическую основу наших исследований.

Отмеченные аспекты проблемы гипоксии определили основные задачи исследований:

изучение динамики физиологических функций, обеспечивающих оптимальный уровень кислородного режима в организме лошади при разных формах гипоксии;

изучение механизмов регуляции и взаимосвязи компенсаторных реакций, осуществляющих сохранение гомеостаза в экстремальных условиях;

исследование динамики работоспособности быстроаллюрных лошадей в зависимости от двигательной тренировки и влияния хронической и острой гипоксической гипоксии;

изыскание путей повышения работоспособности лошадей за счет совершенствования режимов локомоторной деятельности и применения специальных средств развития устойчивости к кислородной недостаточности.

Динамику адаптивных изменений и работоспособности изучали при разных режимах двигательной деятельности (1627 лошадей), в условиях хронической гипоксии в среднегорье в диапазоне высот 1000—2400 м над уровнем моря (53 лошади) и под влиянием острой гипоксии при дыхании гипоксическими смесями с содержанием кислорода 15%, 10% и 5%, что соответствует «высотам» от 2,5 до 11 км (44 лошади).

Динамика физиологических функций и работоспособности лошадей в условиях двигательной гипоксии

При интенсивной двигательной деятельности у лошадей, несмотря на активацию систем внешнего дыхания и газообмена (Н. С. Черепанов, 1933; А. П. Аполлонов с соавт., 1939; Г. Г. Карлсен, 1960; Е. А. Надальяк, 1961 и др.), кровообращения (И. И. Лабутин, 1938; И. Г. Шарабрин, 1949; Н. А. Судаков, 1954; А. Я. Маслобоев, 1961; G. Klement, 1957; A. Bayer, 1968 и др.), увеличение кислородной емкости крови (Х. Ф. Кушнер, 1939; П. П. Ипатов, 1957; Е. А. Панова, 1957; G. Hauber, 1954; O. Dehner, 1957 и др.), изменения показателей тканевого метаболизма (А. А. Богомолец, 1928; А. Н. Крестовников, 1932; Н. А. Шманенков, М. Т. Таранов, 1959; J. Steel, 1960 и др.), отмечено значительное развитие кислородной недостаточности, главным образом, по биохимическим показателям и величине кислородного долга.

Известно, что дефицит кислорода в организме возникает как в результате гликолиза, так и вследствие неадекватности доставки кислорода к тканям, лимитирующей уровень аэробного метаболизма. Величина потребления кислорода характеризует уровень окислительных процессов в организме, а мерой участия процессов анаэробного образования энергии при мышечной деятельности является кислородный долг.

Об адекватности доставки кислорода к тканям, по нашему мнению, можно судить по изменению оксигенации венозной крови. Немаловажное значение имеет также динамика напряжения кислорода непосредственно в мышечной ткани.

Проведенные нами исследования физиологических изменений внешнего дыхания и газообмена, кровообращения, кислородтранспортной и дыхательной функций крови и тканевого метаболизма, характера восстановительных процессов и следовых реакций позволили выявить предельные возможности организма лошадей, их устойчивость и адаптацию к большим степеням двигательной гипок-

сий, а также взаимосвязь функциональной деятельности с рабочими качествами.

Особый интерес представляют исследования взаимосвязи величины кислородного долга и динамики оксигенации венозной крови и их значения в оценке развития двигательной гипоксии лошадей. При кратковременных (6—10 сек.) повторных нагрузках нарастающей интенсивности у тяжелоупряжных лошадей наблюдается увеличение кислородного долга и прогрессирующее падение оксигенации венозной крови (r=0,983), что сопровождается снижением работоспособности (табл. 1).

Таблица 1

Динамика физиологических показателей у тяжелоупряжных лошадей при повторных нагрузках нарастающей интенсивности

Показатели	Условия и этапы исследований		
	в покое	при силе тяги 400 кг	при силе тяги 800 кг
Пройденная дистанция (метры)	—	10,50±0,10	9,00±0,85
Время прохождения дистанции (сек.)	—	6,65±1,34	5,95±0,97
Объем легочной вентиляции (литры)	142,30±19,56	79,05±20,94*	75,63±5,36*
Коэффициент использования кислорода (%%)	2,17±0,30	2,43±0,43	2,08±0,07
Потребление кислорода (литры)	2,97±0,19	1,76±0,52*	1,78±0,19*
Кислородный запрос (литры)	2,97±0,19	19,67±0,59*	39,35±5,12*
Кислородный долг (литры)	—	17,91±0,28*	37,57±5,31*
Оксигенация венозной крови (%%)	77,50±2,58	66,50±4,15	59,70±4,58
Гемоглобин (гр.%)	11,38±0,25	12,53±0,42	14,05±0,38
Частота пульса за 15 сек.	8,40±0,50	41,00±1,48	44,30±1,00

Примечание: в покое данные газообмена приведены в среднем за одну минуту, а при нагрузке — за время прохождения дистанции.

Высокая корреляция между величиной кислородного долга и оксигенацией венозной крови (r=0,805) отмечается и при более длительной (5—10 мин.) нагрузке с силой тяги 300 кг. При этом работоспособность также зависит от уровня развития двигательной гипоксии. Указанная зависимость величины кислородного долга и оксигенации венозной крови при мышечной работе обусловлена тесной связью между анаэробным и аэробным энергообразованием. Продукты гликолиза являются субстратом окисления непосредственно во время мышечной деятельности, в связи с чем при неадекватной доставке кислорода к тканям наблюдается усиленная деоксигенация крови.

Исследования на спортивных лошадях также выявили развитие выраженной гипоксии при многократных повторениях интенсивной мышечной работы. Проводили трехкратную нагрузку на подъеме крутизной 20—25° на дистанцию 200 м с предельной резвостью. Интервал отдыха между нагрузками был равен 10 минутам. Выполнение первой нагрузки вызывало значительное увеличение частоты пульса и дыхания и повышение оксигенации венозной крови. Повторное преодоление дистанции во всех случаях было резвее и также сопровождалось значительными сдвигами частоты

Таблица 2

Динамика оксигенации венозной крови, частоты пульса, дыхания и уровня работоспособности спортивных лошадей при повторных нагрузках предельной интенсивности (n=15).

Показатели	Результаты исследований			
	до работы	тотчас после нагрузки		
	M±m	I M±m	II M±m	III M±m
Оксигенация венозной крови (%%)	77,5±1,93	83,5±1,58 p<0,05	71,4±1,62 p<0,01	62,3±1,72 p<0,01
Частота пульса за 15 сек.	7,9±0,26	48,3±0,90 p<0,001	51,0±0,82 p<0,05	53,7±0,59 p<0,05
Частота дыхания за 15 сек.	2,4±0,12	14,1±1,24 p<0,001	17,7±0,91 p<0,05	18,6±0,76 p>0,05
Время преодоления дистанции (сек.)	—	20,73±0,50	18,79±0,43 p<0,01	21,68±0,49 p<0,01

пульса и дыхания. Насыщение кислородом венозной крови при этом снижалось. И, наконец, при выполнении третьей нагрузки при крайних сдвигах частоты пульса и дыхания наблюдалось значительное снижение насыщения кислородом венозной крови и падение работоспособности (табл. 2). Увеличение резвости при повторном выполнении нагрузки можно объяснить фазой повышенной работоспособности (Г. В. Фольборт, 1955; В. М. Волков, 1960 и др.), характеризующейся более высокими функциональными возможностями организма. Повышение оксигенации венозной крови при выполнении первоначальной нагрузки свидетельствует об избыточном обеспечении организма кислородом (суперкомпенсация), которое образуется не только в результате активации вегетативных функ-

ций, но и за счет преимущественного течения весьма лабильных анаэробных процессов. Однако после повторной, более интенсивной нагрузки отмечается снижение оксигенации венозной крови, свидетельствующее, с одной стороны, о высоком уровне окислительных процессов, а с другой — об исчерпанных возможностях кислородтранспортных систем.

Работоспособность на фоне недостаточной обеспеченности организма кислородом при третьем выполнении предельной нагрузки значительно снижается и сопровождается еще большим падением оксигенации венозной крови. Следовательно, падение оксигенации венозной крови является одним из показателей развития двигательной гипоксии, уровень которой зависит от возможностей функциональных систем организма, обеспечивающих не только его кислородный режим, но и работоспособность.

Во время мышечной работы при значительном повышении уровня энергетических затрат и соответствующей потребности организма в кислороде нервно-регуляторные механизмы обеспечивают мобилизацию функциональных возможностей организма в направлении увеличения кислородной емкости крови, усиления деятельности сердечно-сосудистой, дыхательной и других систем. Хорошо тренированный организм нередко во время напряженной и продолжительной работы сохраняет устойчивое состояние, при котором кислородный запрос удовлетворяется в процессе мышечной деятельности. При достаточном кровоснабжении работающих органов и тканей даже при интенсивной нагрузке (скачка) оксигенация венозной крови остается неизменной или повышается по сравнению с исходными данными в покое. В таких случаях лошади, как правило, показывают высокие спортивные результаты в испытаниях. При этом наблюдается достоверная корреляция между оксигенацией венозной крови и работоспособностью лошадей (r=0,648).

Под влиянием мышечной работы в организме можно выделить два вида адаптационных изменений — повышение деятельности многих жизненно важных систем непосредственно во время выполнения нагрузки и следовые процессы, обусловливающие уровень физиологических функций в состоянии относительного покоя в отдаленном периоде тренинга.

При напряженной мышечной работе у быстроаллюрных лошадей значительно усиливаются процессы гликолиза, о чем свидетельствуют изменения в содержании сахара, молочной кислоты и активности гликолитических ферментов. Вместе с тем, в десятки раз увеличивается уровень окислительных процессов, на течение которых используется большое количество кислорода. При нагрузках нарастающей интенсивности превалирующую роль играют аэробные процессы окисления, на что указывают значительные сдвиги кислородтранспортных систем, изменение соотношения пировиноградной и молочной кислот, а также снижение pO_2 в мышечной ткани (табл. 3).

Таблица 3

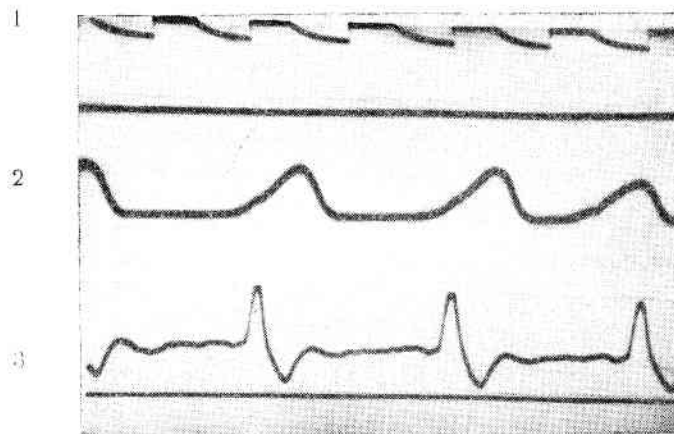
Динамика физиологических и биохимических показателей у спортивных лошадей при различной мышечной работе

Условия исследования / Показатели	До нагрузки M±m	После нагрузки средней интенсивности M±m	После нагрузки высокой интенсивности M±m
Частота дыхания в мин.	10,7±0,16	62,5±1,40	92,7±1,64
Частота пульса в мин.	33,3±0,32	89,2±1,41	110,0±1,80
Максимальное давление (мм рт. ст.)	106,7±1,37	138,8±1,32	170,3±1,20
Минимальное давление (мм рт. ст.)	49,2±1,09	56,9±1,19	65,6±0,70
Пульсовое давление (мм рт. ст.)	57,2±0,75	81,8±1,07	104,5±1,03
Эритроциты (млн./мм³)	7,58±0,13	9,76±0,23	10,52±0,23
Гемоглобин (г%)	12,94±0,16	16,30±0,22	17,33±0,23
Истинная глюкоза (мг %)	87,9±5,8	89,8±3,6	85,5±7,40
Молочная кислота (мг %)	23,5±3,08	29,6±0,95	44,8±3,80
Пировиноградная кислота (мг %)	0,97±0,13	1,11±0,13	1,61±0,34
Напряжение кислорода в мышцах (%% к исходному уровню)	—	79,0±4,2	49,8±2,34

Возрастающая потребность в кислороде вызывает активацию деятельности многих систем, участвующих в регуляции кислородного режима организма. Это в первую очередь относится к системам дыхания и кровообращения. При полевых нагрузках и скаковых испытаниях мы наблюдали на финише увеличение частоты дыхания до 120—140, а пульса до 160 и более в минуту и систолического давления до 170—180 мм рт. ст., что значительно выше данных, приведенных С. С. Лапидусом (1948), И. Г. Шарабриным (1949), И. Т. Лесниковым (1952), И. Ф. Бобылевым (1953) и др.

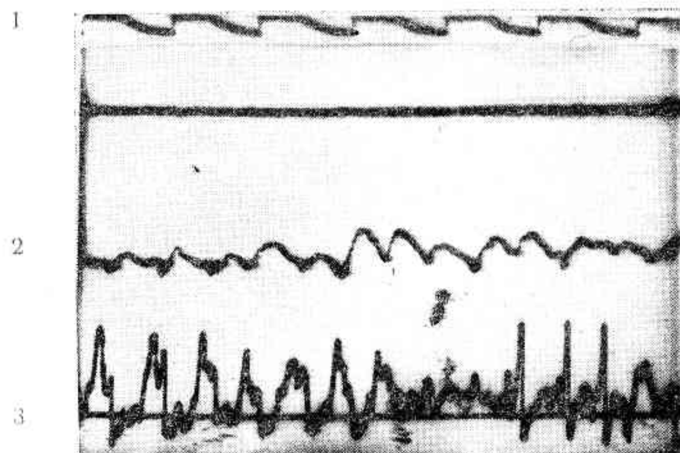
Непосредственно во время многих спортивных упражнений мы регистрировали частоту пульса в пределах 240—260 в минуту (рис. 1).

1
2
3



Движение шагом, скорость 100 м/мин.

1
2
3



Движение галопом, скорость 650 м/мин.

Рис. 1. Осциллограммы пульса и дыхания жер. Пакет во время работы
1 — отметка времени (0,5 сек.); 2 — дыхание; 3 — пульс

Более высокие сдвиги физиологических показателей в наших исследованиях можно объяснить возросшими требованиями современных состязаний, приведших в последние годы к значительной интенсификации тренировочных работ.

Наряду с изменением деятельности систем дыхания и кровообращения во время мышечной работы у лошадей наблюдается значительная активация кислородтранспортной функции крови. В циркулирующей крови на 25—40% увеличивается количество эритроцитов и гемоглобина. Увеличение числа эритроцитов при работе многие исследователи объясняют сгущением крови, наступающим в результате потери воды (П. П. Никольский, 1935; Мондрия, 1959 и др.), а другие связывают с перераспределением крови и выходом ее из депо (С. С. Котов, 1941; J. Barcroft, 1925; E. Hargiss, F. Mann, 1925 и др.). Не исключая некоторого сгущения крови, особенно при выполнении напряженной мышечной работы в условиях, затрудняющих теплоотдачу, следует считать основным фактором полицитемии рефлекторное перераспределение циркулирующей и депонированной крови. Этот вывод подтверждает резкое увеличение компонентов красной крови, наблюдаемое в наших исследованиях при кратковременной интенсивной нагрузке, не сопровождающейся выраженным потоотделением.

Важным показателем кислородного режима в организме при мышечной работе является динамика оксигенации венозной крови, характеризующая, на наш взгляд, степень аэробной обеспеченности и интенсивность окислительных процессов, а также отражающая регуляторные взаимоотношения многих функциональных систем. Адекватное кровоснабжение работающих мышц даже при усиленных окислительных процессах обеспечивает поддержание высокого уровня pO_2 в венозном отрезке капиллярной системы, что имеет важное значение для большей диффузии кислорода в субклеточное и клеточное пространство.

Мышечная работа, особенно нагрузки максимальной интенсивности, оставляет достаточно глубокий след, выражающийся в морфологических и функциональных изменениях в организме в состоянии относительного покоя. У быстроаллюрных лошадей мы наблюдали урежение пульса, снижение показателей артериального давления, увеличение в крови количества эритроцитов и содержания гемоглобина (таблица 4).

Наряду с этим нами выявлено постепенное повышение оксигенации венозной крови, которая при высокой тренированности лошадей достигала больших величин (80—88%). Помимо зависимости от расширения компенсаторных возможностей систем дыхания и кровообращения, продукционного эритроцитоза, ведущего к увеличению кислородной емкости крови, повышение оксигенации венозной крови, на наш взгляд, обусловлено также перестройкой в организме в направлении экономизации энергообмена, наблюдаемой у лошадей, прошедших интенсивный тренинг (Г. Г. Карлсен, 1960; Е. А. Надальяк, 1961).

3—1431

Таблица 4

Динамика физиологических показателей у спортивных лошадей по этапам тренинга в состоянии относительного покоя (средние данные)

Показатели	Этапы исследований			
	ноябрь—декабрь M±m	февраль—март M±m	апрель—май M±m	июнь—июль M±m
Частота пульса в мин.	36,2±0,85	34,5±1,18	31,3±0,92	30,2±1,05
Максимальное давление (мм рт. ст.)	110,3±1,83	108,7±1,59	102,7±1,91	97,7±1,49
Минимальное давление (мм рт. ст.)	51,4±1,65	49,9±1,34	46,4±1,28	43,4±0,92
Пульсовое давление (мм рт. ст.)	58,9±1,23	58,7±0,95	55,6±1,40	53,5±1,02
Эритроциты (млн./мм³)	7,25±0,13	7,58±0,12	7,62±0,15	8,20±0,24
Гемоглобин (г%)	14,13±0,14	14,54±0,16	14,65±0,18	14,87±0,24
Оксигенация венозной крови (% %)	67,6±1,07	72,4±0,57	77,6±0,82	79,8±0,75

Комплексное исследование многих функций создает возможность изучения процессов регуляции в организме. Особое значение в этой связи имеет исследование функционального состояния двигательного анализатора, связанного со всеми системами, обслуживающими локомоторный аппарат и отражающего характер регуляторных процессов в центральной нервной системе.

Нами выявлена четкая взаимосвязь состояния двигательного анализатора с кислородтранспортной и дыхательной функциями крови, а также с работоспособностью лошадей.

Нервно-регуляторная координация деятельности систем дыхания, кровообращения, изменений состава крови, осуществляющих кислородное снабжение, ферментативной и гормональной активности, обусловливающих адекватный уровень тканевого метаболизма в организме, обеспечивает высокую работоспособность лошади на испытаниях и состязаниях.

Динамика функционального состояния и работоспособности лошадей под влиянием хронической гипоксии в среднегорье

Определяющее значение в реакциях организма в условиях гор имеет низкое барометрическое давление и связанное с ним пониженное парциальное давление кислорода в атмосфере. Развитие акклиматизации в горах характеризуется комплексом приспособительных реакций, способствующих в первую очередь сохранению оптимального уровня обеспечения организма кислородом (Н. Н. Сиротинин, 1933—1967; З. И. Барбашова, 1960; А. М. Чарный, 1961; А. З. Колчинская, 1964; Ван Лир и Стикней, 1967; А. Д. Слоним, 1970 и др.).

В связи с XIX Олимпийскими играми, проводимыми в Мехико на высоте 2400 м над уровнем моря, в 60-х годах во многих странах широко изучалось развитие адаптации и работоспособности спортсменов в условиях хронической кислородной недостаточности (С. П. Летунов, 1966; А. В. Коробков, 1967; В. С. Фарфель, 1967; B. Balke, 1964; D. Dill, 1966; H. Reindell, 1968 и др.).

Исследованиями процесса акклиматизации у сельскохозяйственных животных — овцы, крупный рогатый скот и лошади — выявлены породные, возрастные и другие особенности приспособительных изменений их организма к условиям гор (А. И. Израэль, 1936; Р. П. Ольнянская, Е. М. Соболь, 1949; А. Г. Понугаева, А. Д. Слоним, 1949; Ю. О. Раушенбах, 1958; А. П. Костин, К. Г. Сухомлин, 1966 и др.).

Получены некоторые данные о характере физиологических изменений и работоспособности лошадей в горных условиях (И. Н. Чашкин, В. З. Боркум, 1951; Н. О. Мамин, 1962; De Aluja с соавт., 1968). Однако многие вопросы, связанные с акклиматизацией лошадей к горным условиям и влиянием хронической гипоксии на развитие их работоспособности, не нашли своего разрешения, в

3*

связи с чем нами были проведены специальные исследования в этом направлении.

Экспериментальную работу проводили в районе Кисловодска (высота 1000 м и 2400 м) и Цахкадзора (высота 1800 м). Длительность пребывания подопытных лошадей в горах была в пределах 20—30 дней.

В процессе акклиматизации на разных высотах у подопытных лошадей проводили исследования сердечно-сосудистой системы, внешнего дыхания и газообмена, кислородтранспортной и дыхательной функций крови, терморегуляторных процессов, функционального состояния двигательного анализатора в состоянии относительного покоя и при стандартных и специальных нагрузках.

При переводе лошадей из равнинных условий в среднегорье на высоту 1000—2400 м над уровнем моря их организм на недостаток кислорода отвечает прежде всего увеличением частоты дыхания и пульса. У спортивных лошадей легочная вентиляция в среднегорье мало изменяется по сравнению с контрольными данными на равнине, однако отмечается увеличение диффузии кислорода через легочную мембрану. Вместе с увеличением коэффициента использования кислорода (КиО$_2$) возрастает его потребление тканями, свидетельствующее о повышении окислительных процессов. Эту реакцию организма со стороны общего обмена отражает также снижение оксигенации венозной крови. Усиление доставки кислорода к тканям на высоте 1000—1800 м в течение месячного пребывания, по всей вероятности, происходит в основном за счет системы кровообращения, так как увеличение кислородной емкости крови на этих высотах у спортивных лошадей зачастую отсутствует.

На высоте 2400 м после двух-трех недель акклиматизации наблюдается увеличение количества эритроцитов и гемоглобина, в то время как величины систолического давления, частоты пульса и дыхания приближаются к данным на равнине (таблица 5).

В период с седьмого по пятнадцатый день пребывания в горах мы отмечали почти у всех лошадей на протяжении трех-четырех дней признаки угнетения общего состояния, снижение аппетита, быстрое утомление, обильное потоотделение во время работы, нарушение координации движений. Развитие процесса акклиматизации происходит на уровне всех функциональных систем и это явление, по всей вероятности, отражает глубокую перестройку их деятельности, сопровождающуюся своего рода критическим моментом. Восстановлением общего состояния, на наш взгляд, завершается «острый» период акклиматизации.

Наши исследования при мышечной работе лошадей в условиях среднегорья выявили большую роль приспособительных реакций систем дыхания, кровообращения и крови. В начальном периоде акклиматизации лошадей в горах при стандартной нагрузке отмечается более значительное увеличение частоты дыхания и пульса, а также повышение артериального давления (Мх и Мп), чем при аналогичной нагрузке на равнине (табл. 6).

Таблица 5

Динамика физиологических показателей у спортивных лошадей в процессе акклиматизации в среднегорье (средние данные)

Показатели	Лошади, переведенные на высоту 1000 м над уровнем моря				Лошади, переведенные на высоту 2400 м над уровнем моря			
	контроль	I декада	II декада	III декада	контроль	I декада	II декада	III декада
Частота дыхания в мин.	10,3±0,7	13,0±0,5	10,0±0,3	10,9±0,5	12,0±1,3	12,5±1,4	16,1±1,6	12,8±1,0
МОД (литры)	60,1±3,8	59,6±2,9	52,4±3,1	60,0±3,4	59,7±7,4	53,7±7,4	43,3±1,9	51,8±7,3
КиО$_2$ (%%)	2,59±0,17	3,41±0,17	4,11±0,21	3,84±0,20	2,65±0,14	3,89±0,38	4,14±0,16	3,77±0,23
Потребление O$_2$ (л/мин.)	1,58±0,09	1,99±0,09	2,08±0,16	2,09±0,08	1,57±0,08	2,11±0,40	1,79±0,14	1,91±0,15
% выделения CO$_2$	2,61±0,21	3,06±0,12	3,72±0,14	3,31±0,11	2,66±0,17	3,19±0,20	3,43±0,12	3,65±0,27
Выделение CO$_2$ (л/мин.)	1,56±0,08	1,77±0,25	1,89±0,13	1,95±0,10	1,58±0,07	1,71±0,25	1,49±0,11	1,86±0,18
Дыхательный коэффициент	0,99±0,01	0,89±0,09	0,91±0,01	0,92±0,02	0,99±0,01	0,82±0,003	0,83±0,001	0,97±0,04
Частота пульса в мин.	27,7±1,60	31,4±1,00	33,0±1,00	33,8±1,10	36,0±2,00	42,0±2,90	44,0±2,10	36,5±2,70
Максимальное давление (мм рт. ст.)	104,2±3,6	109,6±2,1	106,5±1,4	108,3±1,8	117,5±2,9	116,3±2,8	128,2±8,5	112,5±3,7
Минимальное давление (мм рт. ст.)	47,5±2,3	50,0±2,1	48,0±1,8	49,3±1,3	53,7±2,8	56,3±2,8	66,2±4,3	46,2±2,8
Эритроциты (млн/мм^3)	8,7±0,1	8,2±0,2	8,3±0,2	8,3±0,3	8,5±0,3	8,5±0,2	9,0±0,5	8,8±0,3
Гемоглобин (г%)	15,8±0,5	14,7±0,4	15,1±0,5	14,8±0,7	14,8±0,7	14,8±0,5	15,6±1,0	15,5±0,4
Оксигенация венозной крови (%%)	78,3±4,4	71,3±1,0	72,4±1,1	71,4±1,1	68,5±1,9	66,0±2,0	66,5±3,3	66,5±4,1

Таблица 6

Динамика физиологических показателей у спортивных лошадей при стандартной нагрузке в процессе акклиматизации в среднегорье (в % к контрольным данным на равнине)

Показатели	На высоте 1000 м над уровнем моря			На высоте 2400 м над уровнем моря		
	I декада	II декада	III декада	I декада	II декада	III декада
Частота дыхания	124	118	97	157	142	128
Частота пульса	113	120	95	150	134	117
Максимальное давление	104	107	100	113	112	112
Минимальное давление	105	97	100	130	113	107
Эритроциты	105	102	93	102	105	110
Гемоглобин	100	98	94	100	104	106
Оксигенация венозной крови	94	94	93	86	92	34

Пребывание и активная тренировка в горах в течение 25—30 дней вызывает определенное развитие адаптации к кислородной недостаточности, что отражают показатели функциональных систем организма, а также работоспособности при выполнении в этот период мышечных нагрузок как средней, так и высокой интенсивности. При этом наряду с компенсаторными реакциями систем дыхания, кровообращения и крови, обеспечивающими определенный уровень окислительных процессов, большое значение, по-видимому, приобретает активация анаэробного энергообеспечения, а также развитие кислородного депо (миоглобин) и повышение способности тканей к более эффективному использованию ограниченного количества кислорода.

Таким образом, у быстроаллюрных лошадей можно выделить определенные этапы акклиматизации с различным характером компенсаторных реакций.

Первый этап — 10—15 дней отличается активацией деятельности систем внешнего дыхания и кровообращения. Однако эти системы не могут в полной мере удовлетворить кислородный запрос при интенсивной мышечной работе, в связи с чем работоспособность лошадей в среднегорье в этот период ниже, чем на равнине.

Второй этап — совершенствование механизмов систем доставки кислорода к тканям, в том числе за счет увеличения кислородной емкости крови. Следует однако отметить, что эта реакция наблюдается на относительно больших высотах.

Третий этап — характеризуется восстановлением вегетативных функций и некоторым снижением потребления кислорода, что отражает развитие адаптационных процессов на тканевом уровне. Эти приспособительные реакции, наблюдаемые по истечении 25—30 дней акклиматизации, обеспечивают у лошадей относительно высокую работоспособность, близкую к исходной на равнине.

Поэтапному развитию адаптации к хронической гипоксии должны соответствовать режимы двигательной тренировки.

В результате наших исследований разработаны режимы тренировки спортивных лошадей в среднегорье, которые были с успехом применены в процессе подготовки сборной команды СССР к XIX Олимпийским играм в Мехико.

Наши исследования выявили положительное влияние тренинга лошадей в горах на результаты их последующих выступлений в равнинных условиях. Если средняя оценка выступлений подопытных лошадей в скачках до перевода их в горы равнялась 1,8 балла, то в первые дни после возвращения на равнину — 3,9 балла, а в течение последующих двух месяцев — 2,9 балла.

Дисперсионный анализ показал, что влияние тренинга в среднегорье на работоспособность составляло в среднем 26% от неучтенных факторов при высокой достоверности ($p<0{,}001$).

Известно, что двигательная гипоксия, обусловленная недостаточным обеспечением организма кислородом при мышечной работе,

является одним из важнейших факторов в повышении работоспособности вследствие развития специфических приспособительных реакций со стороны сердечно-сосудистой и дыхательной систем, красной крови и тканевых процессов.

Хроническая гипоксическая гипоксия, обусловленная сниженным парциальным давлением кислорода во внешней среде и затрудняющим его поступление в организм, также приводит к усилению деятельности сердца и внешнего дыхания, изменению состава красной крови и уровня энергетического обмена.

Таким образом для обеих форм гипоксии общим началом, вызывающим развитие компенсаторных реаций на всех уровнях функциональных систем, обеспечивающих, с одной стороны, адаптацию организма к гипоксии, а, с другой, — его работоспособность, является дефицит кислорода.

Следовательно, тренировка в условиях кислородной недостаточности в среднегорье, сопровождающаяся более значительной гипоксией и большей выраженностью ответных реакций, расширяет адаптационные возможности организма, что при спуске на равнину сказывается в повышении работоспособности.

Феномен повышенной работоспособности при нормальном парциальном давлении кислорода после спуска с гор сохраняется вплоть до обратного развития следовых процессов на системном и тканевом уровнях, вызванных сочетанным воздействием двигательной и гипоксической гипоксии в горных условиях.

Адаптация к острой гипоксии и ее влияние на работоспособность лошадей

Адаптационные изменения в организме происходят как при хроническом недостатке кислорода в условиях гор, так и при создаваемой искусственно острой гипоксии. Если при хронической гипоксии адаптационные изменения, как правило, развиваются постепенно, с последовательным вовлечением различных систем, то при острой кислородной недостаточности механизмы адаптации включаются экстренно (А. И. Айвазян, 1945; Ю. Г. Щепкин, 1948; Е. М. Крепс, 1959; Ван Лир и Стикней, 1967 и др.).

Многие исследователи отмечали при острой гипоксии выраженную реакцию со стороны дыхания и кровообращения, увеличение кислородной емкости крови, изменения тканевого метаболизма и нейро-гуморальной регуляции (Г. Е. Владимиров, 1936; Н. А. Архангельская, 1949; К. П. Иванов, 1959; З. И. Барбашова, 1970; Л. Н. Симановский, 1971; J. Comroe, 1946; H. Rahn, A. Otis, 1947; R. Kellog, 1963 и др.).

При некомпенсированных формах острой гипоксии в организме наблюдались нарушения нервно-регуляторного аппарата и неадекватные изменения деятельности функциональных систем (А. М. Чарный, 1961; Е. А. Коваленко, 1962; В. Б. Малкин, 1963 и др.).

Имеются данные о расширении функциональных возможностей, обеспечивающих повышение работосопособности человека и животных в процессе адаптации к острой гипоксии (В. В. Матов, И. Д. Суркина, 1965; Н. Н. Студеникина, 1966; В. Н. Коваленко, 1968 и др.).

Следует отметить, что большинство исследований адаптации к острой кислородной недостаточности и ее связи с работоспособностью проведены на людях при относительно небольших степенях гипоксической гипоксии («высота» до 5—6 км). Влияние высоких степеней дефицита кислорода («высота» 10 км и больше) в основном изучено на мелких лабораторных животных, что позволяет экстраполировать эти результаты на быстроаллюрных лошадей лишь в самом общем виде. Жизнедеятельность быстроаллюрных лошадей биологически связана с интенсивной мышечной работой, в связи с чем большое значение имеет определение их устойчивости к высоким степеням кислородной недостаточности и ее связи с работоспособностью, выявление функциональных резервов и путей повышения возможностей обеспечения двигательной деятельности при выполнении предельных нагрузок. Эта проблема решалась нами на основе использования азотно-кислородных смесей с содержанием в них 15%, 10% и 5% кислорода. Данный способ создания условий гипоксической гипоксии имеет важное достоинство — возможность моментального переключения дыхания смесью на вдыхание атмосферного воздуха, что обеспечивает создание переменного режима дефицита кислорода, являющегося основным условием «тренировки», и безопасность проведения эксперимента.

Эксперимент состоял из трех, а в ряде случаев из 4—8 ежедневных опытов. Основная схема трехдневного эксперимента была следующей:

1-й день — 10—20 мин. — смесь с 15% O_2 и 85% N_2; 2 мин. — воздух; 10—15 мин. — смесь с 10% O_2 и 90% N_2; 5 мин. — воздух; 10 мин. — смесь с 10% O_2, 5% CO_2 и 85% N_2;

2-й день — 10—15 мин. — смесь с 10% O_2 и 90% N_2; 2 мин. — воздух; 10—15 мин. — смесь с 10% O_2, 5% CO_2 и 85% N_2; 3 мин. — воздух; 3—5 мин. — смесь с 5% O_2 и 95% N_2;

3-й день — 10 мин. — смесь с 15% O_2 и 85% N_2; 2 мин. — воздух; 10 мин. — смесь с 10% O_2 и 90% N_2; 5 мин. — воздух; 10 мин. — смесь с 10% O_2; 5% CO_2 и 85% N_2; 5 мин. — воздух; 8—10 мин. — смесь с 5% O_2 и 95% N_2; 5 мин. — воздух; 8—12 мин. — смесь с 5% O_2 и 95% N_2.

Основной комплекс физиологических исследований проводили в первый и третий дни эксперимента. На подопытных лошадях изучали: функции внешнего дыхания и кровообращения, газоэнергетический обмен, количество эритроцитов и содержание гемоглобина, кислородную емкость, газовый состав и оксигемические сдвиги крови, скорость деоксигенации эртироцитов, динамику напряжения кислорода в мышцах, содержание «истинной» глюкозы, молочной и пи-

ровиноградной кислот в цельной крови, активность ряда гликолитических и окислительно-восстановительных ферментов в сыворотке и лимфоцитах крови, изменение электролитов (К, Na) в плазме и эритроцитах, кининовую систему и кислотно-щелочное равновесие крови, а также терморегуляторные процессы. Взятие проб крови из яремной вены производили до опыта, затем на 9—10 минутах дыхания смесью с 10% O_2 и смесью с 10% O_2 и 5% CO_2, на 4—5-й и 9—10-й минутах дыхания смесью с 5% O_2 и на 5-й, 30-й и 60-й минутах восстановительного периода **).

В целях большей эффективности комплексного исследования осуществляли регистрацию скорости и характера вдоха и выдоха, объемных показателей дыхания, пульса, электрокардиограммы и двигательной реакции лошади с помощью 9-канального чернилопишущего самописца марки Н-320—9. Для полиграфии указанных параметров использовали специальные датчики, усилители и электрические преобразователи.

В результате проведенных нами исследований выявлены общие закономерности приспособляемости к острой кислородной недостаточности, характерные для быстроаллюрных лошадей. Направленность и степень реакций, соотношение между деятельностью различных компенсаторных механизмов позволяют судить о состоятельности регуляторных функций кислородного снабжения организма в условиях острой гипоксии.

При воздействии гипоксической смеси, содержащей 15% O_2, несмотря на некоторую активацию функций внешнего дыхания и кровообращения, наблюдается снижение поглощения кислорода и образование его дефицита, который погашается в период дыхания атмосферным воздухом после экспозиции данной смеси.

При этом величина поглощения кислорода в первые две минуты восстановления после дыхания смесью превышала исходные данные в 4—6 раз.

Смесь, содержащая 10% O_2, вызывает более значительные сдвиги со стороны систем внешнего дыхания и кровообращения. Так, минутный объем дыхания возрастает по сравнению с исходным уровнем в два раза за счет увеличения частоты дыхания и емкости каждого вдоха. Значительная легочная вентиляция приводит к повышению выделения CO_2 на 40—55% и некоторому снижению содержания CO_2 в крови. Поступление кислорода в организм на 1—5 минутах дыхания смесью с 10% O_2 почти отсутствует. При последующем дыхании данной смесью $КиО_2$ составляет примерно одну третью часть исходной величины, что приводит, несмотря на возрастающую легочную вентиляцию, к снижению поступления

**) Исследования проводили совместно с лабораториями ВНИИФКа: функциональной диагностики (зав. докт. мед. наук В. В. Матов) и биохимии (зав. канд. биол. наук О. Р. Немирович-Данченко).

кислорода в среднем на 29,2±6,2%. Вместе с тем повышается скорость деоксигенации эритроцитов и падает насыщение кислорода в венозной крови (таблица 7). Можно предположить, что, несмотря на ограничение поступления кислорода в организм при дыхании этой смесью, осуществляется более эффективное его использование, так как не отмечается выраженной активации анаэробных процессов, о чем свидетельствуют небольшие изменения в содержании «истинной» глюкозы, молочной кислоты и активности гликолитических ферментов. Кроме того, быстроаллюрные лошади, по-видимому, обладают значительными резервами кислорода в легких, крови и мышцах, что может объяснить способность сохранения гомеостаза в течение нескольких минут при резком снижении легочного газообмена и поступления кислорода в организм.

Важно отметить, что добавление к гипоксической смеси 5% CO_2 вызывает большее увеличение легочной вентиляции по сравнению с аналогичной смесью без CO_2. Одной из причин этого является снятие торможения с дыхательного центра, возникающего при острой гипоксии в результате образующейся гипокапнии.

Воздействие смеси, содержащей 5% O_2, вызывает наиболее выраженные изменения изучаемых показателей. Минутный объем дыхания увеличивается в 4 и боле раз, значительно возрастает частота сердечных сокращений. Несмотря на увеличение легочной вентиляции поступление кислорода в организм при дыхании этой смесью практически отсутствует, а в большинстве случаев наблюдается даже его выделение (отрицательный баланс). Это явление наблюдается вследствие резкого снижения парциального давления кислорода во вдыхаемом воздухе и наиболее выражено на первых минутах экспозиции данной гипоксической смеси. Оно обусловлено также относительно высоким у быстроаллюрных лошадей насыщением кислородом венозной крови. Даже на 8—9-й минутах дыхания смесью с 5% O_2 оксигенация венозной крови снижается в среднем лишь до 65,2±1,89%. Выделение CO_2 превышает исходную величину более чем в 4 раза и вызывает снижение содержания CO_2 в крови в среднем на 18,6±4,12%. Образующаяся гипокапния является одной из причин нарушения ритмики дыхания при экспозиции данной смеси. Высокая степень острой гипоксии сопровождается снижением активности окислительных процессов в тканях, выраженной гипогликемией, повышением уровня молочной кислоты, увеличением активности альдолазы и лактатдегидрогеназы. Эти изменения свидетельствуют об активации бескислородных систем энергопроизводства, в конечном счете, обеспечивающих жизнеспособность лошадей в данных условиях. Несмотря на относительно длительную экспозицию смеси с 5% O_2 (до 10—12 минут) и значительные изменения в деятельности многих функций у лошадей по данным кислотно-щелочного равновесия и электролитного баланса не обнаружено нарушения гомеостаза. Анализ комплекса полученных данных позволяет выявить индивидуальные различия в устойчивости к воздействию острой гипоксии. Изменения приспособительных

Таблица 7

Динамика физиологических и биохимических показателей при дыхании гипоксическими смесями (средние данные)

Показатели	Результаты исследований: воздух 1—5 мин.	смесь с 15% O_2 6—10 мин.	смесь с 10% O_2 6—10 мин.	смесь с 5% O_2 6—10 мин.	воздух 1—5 мин.
Минутный объем дыхания (л/мин.)	78,7±3,27	83,6±5,89	148,0±15,3	371,9±46,38	93,6±7,21
Емкость вдоха (л)	4,79±0,26	5,11±0,27	6,42±0,42	9,64±0,92	4,58±0,48
Частота дыхания в мин.	17,8±0,93	18,2±1,22	23,0±2,43	39,6±3,72	21,6±2,12
Коэффициент использования кислорода (%)	2,88±0,22	1,61±0,31	1,01±0,29	—0,33±0,16	8,70±0,77
Потребление кислорода (л/мин.)	2,14±0,15	1,38±0,18	1,56±0,38	—1,19±0,59	7,80±0,54
% выделения CO_2	2,31±0,08	2,47±0,65	2,22±0,15	1,97±0,065	1,43±0,13
Выделение CO_2 (л/мин.)	1,75±0,08	2,12±0,30	3,22±0,24	7,31±0,18	1,28±0,10
Частота пульса в мин.	42,0±2,35	47,6±2,62	65,4±7,91	96,0±2,00	43,0±2,15
Гемоглобин (г%)	16,4±0,59	—	16,1±0,50	17,1±0,42	16,2±0,44
Эритроциты (млн./мм³)	8,5±0,16	—	8,7±0,08	8,5±0,11	8,5±0,35
Оксигенация венозной крови (%)	82,9±1,42	—	73,0±1,91	65,2±1,89	75,7±2,16
Содержание в крови CO_2 (об %)	45,3±0,45	—	40,0±0,50	37,7±0,94	—
Содержание в крови O_2 (об %)	17,7±0,20	—	16,2±0,21	16,0±0,37	—
Кислородная емкость (об %)	21,2±0,28	—	20,9±0,29	22,3±0,45	—
Скорость деоксигенации эритроцитов (мка)	92,5±5,3	—	120,6±5,8	111,5±6,7	—
Истинная глюкоза (мг %)	77,1±5,79	—	69,8±8,30	60,9±3,64	74,5±4,22
Молочная кислота (мг %)	19,9±1,69	—	23,8±3,99	35,0±3,69	20,9±3,29
Пировиноградная кислота (мг %)	1,36±0,15	—	3,36±0,20	1,61±0,23	1,19±0,17
Неорганический фосфор (мг %)	2,12±0,24	—	1,52±0,35	0,72±0,26	1,48±0,21
Альдолаза (ме)	5,40±0,44	—	2,34±0,75	6,15±1,01	5,62±0,58
Лактатдегидрогеназа (ме)	674±37,8	—	695±60,0	718±38,5	656±59,0
T° тела	37,88±0,05	—	38,11±0,25	38,05±0,10	—
T° кожи области плеча	33,96±0,14	—	34,86±0,29	34,20±0,26	—
T° кожи области сухожилий	30,86±0,29	—	29,45±0,57	29,25±0,27	—

механизмов, осуществляющих в условиях гипоксии доставку кислорода к тканям, могут обеспечить организму поддержание гомеостаза лишь на «высоте» до 5 км (смесь с 10% O_2).

При более высоких степенях гипоксии (смесь с 5% O_2) адаптация за счет усиления функций дыхания, кровообращения и крови оказывается недостаточной. В этом случае она возможна благодаря компенсаторным изменениям на тканевом и клеточном уровнях в направлении экономного использования кислородных резервов и активации анаэробных форм энергообеспечения жизненных процессов.

Относительно высокая устойчивость к гипоксии зависит от адекватных изменений компенсаторных реакций, призванных обеспечить необходимый уровень кислородного режима в организме в ответ на снижение pO_2 во вдыхаемом воздухе (первый тип адаптации). Подобная реакция характеризует достаточно координированную деятельность систем организма в резко изменяющихся условиях кислородного снабжения, обеспечивает относительно высокую устойчивость гомеостаза при экспозиции смеси с 5% O_2 и наблюдалась нами у большинства лошадей.

Низкая устойчивость к гипоксии характеризуется нерациональной гиперфункцией одних механизмов компенсации и снижением активности других, что свидетельствует о несостоятельности регуляторных функций (второй тип адаптации). Лошади с подобным типом реакции выдерживали экспозицию смеси с 5% O_2 не более 7—8 минут. Низкая резистентность к воздействию высокой степени гипоксии сопровождалась у них рядом внешних признаков — потоотделением, резким двигательным беспокойством и т. п.

Воздействие острой гипоксии, перекрывающее возможности регуляторных механизмов организма, приводит к угнетению и резкому нарушению жизненных процессов — шок, обморок. Подобная реакция организма в зависимости от индивидуальных особенностей может наблюдаться и при относительно невысокой степени острой гипоксии. В частности, мы наблюдали у одной лошади (Вест) резкое падение кининогена в крови при дыхании смесью с 10% O_2 и 5% CO_2, что вызвало нарушение системного кровяного давления и привело к шоку.

Полиграфические исследования позволили выявить особую чувствительность дыхательного центра к изменению газовой среды, что проявилось в выраженой динамике параметров внешнего дыхания. При воздействии гипоксических смесей были зарегистрированы также значительные изменения функций кровообращения, а также усиление тремора (рис. 2, 3).

Отсутствие поступления кислорода извне к тканям при дыхании смесью с 5% O_2 свидетельствует о наличии в организме лошадей значительных запасов бескислородных источников энергии. Наряду с этим в адаптации к гипоксии нельзя исключить значительную роль миоглобина, как депо кислорода. Можно с уверенностью предположить, что включение анаэробного энергопроизводства и

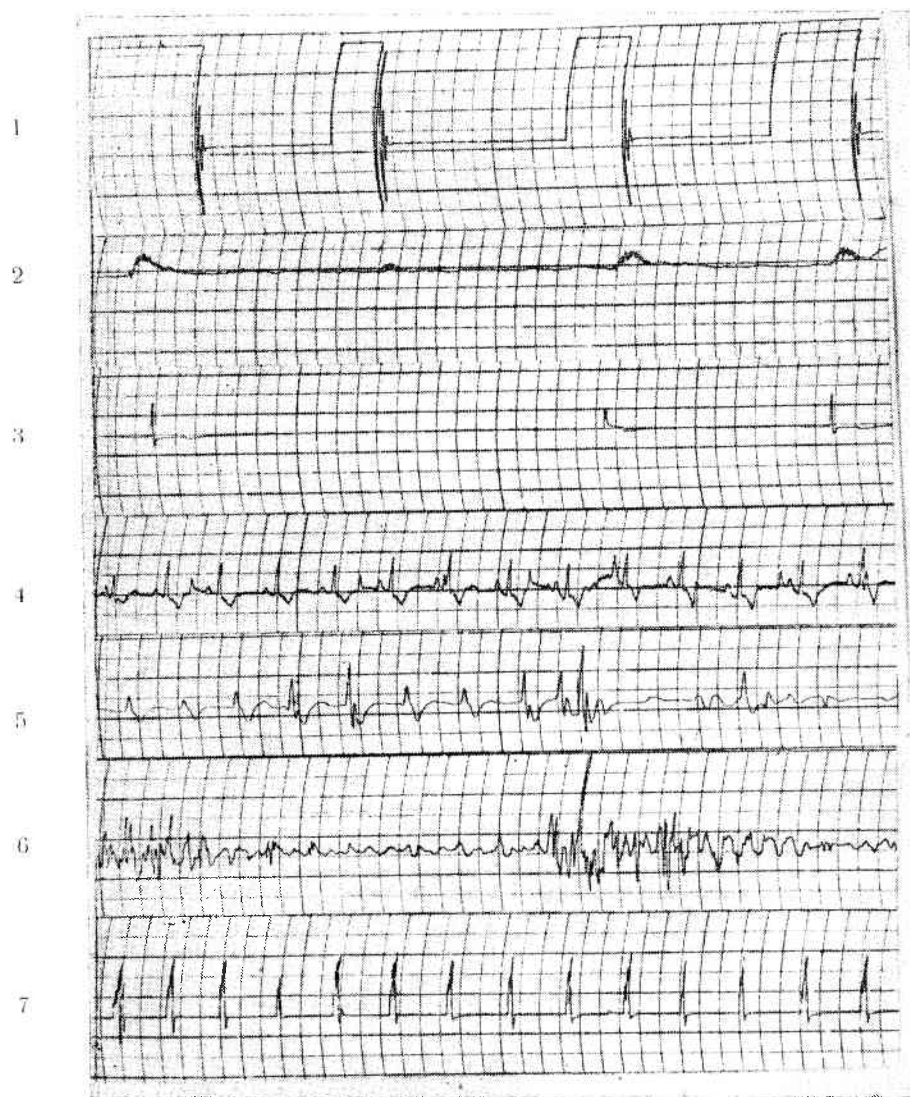


Рис. 2. Осциллограммы физиологических показателей жер. Сонет в состоянии относительного покоя

1 — вдох; 2 — выдох; 3 — объемные показатели легочной вентиляции (10 л); 4 — электрокардиограмма; 5 — пульс; 6 — тремор головы; 7 — тремор корпуса лошади

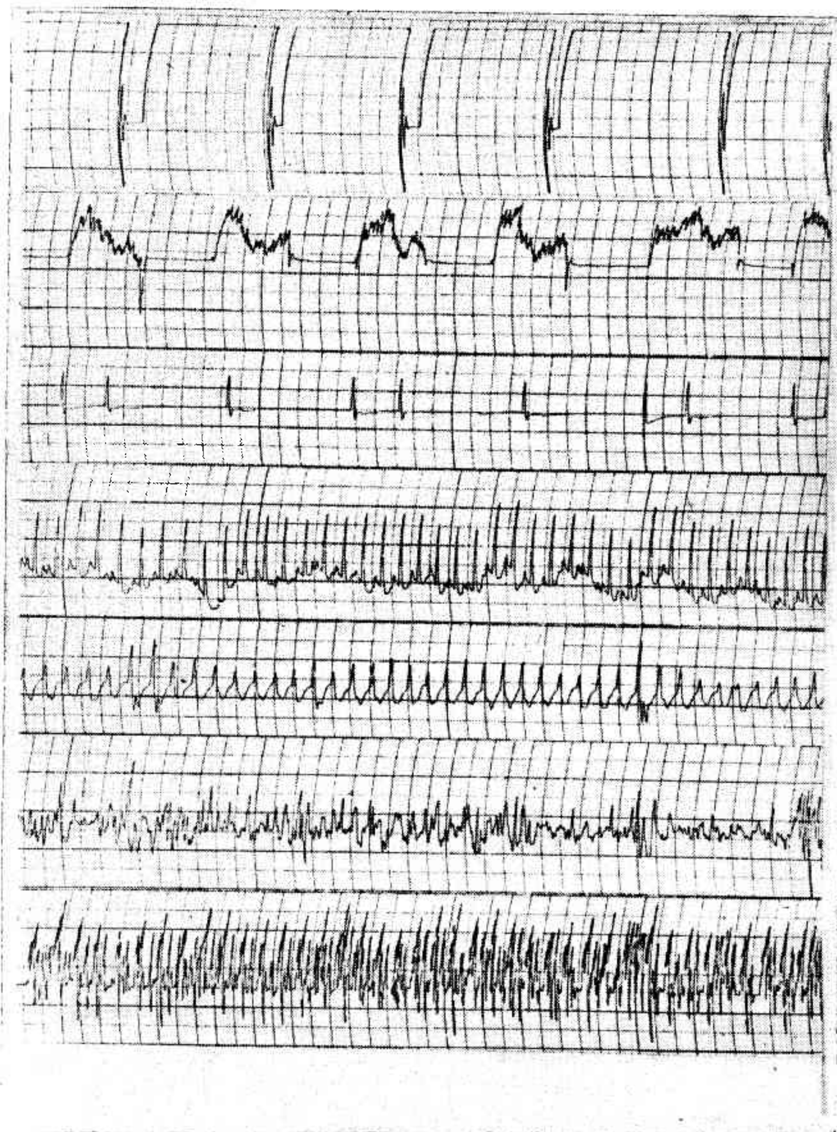


Рис. 3. Осциллограммы физиологических показателей жер. Сонет при дыхании смесью с 10% кислорода (5-я мин.)

1 — вдох; 2 — выдох; 3 — объемные показатели легочной вентиляции (10 л); 4 — электрокардиограмма; 5 — пульс; 6 — тремор головы; 7 — тремор корпуса лошади

торможение окислительно-восстановительных процессов поддерживают определенное время насыщение кислородом венозной крови на уровне, близком к исходному. Достоверное снижение насыщения кислородом венозной крови наблюдается лишь по истечении 6—8 минут дыхания смесью с 5% O_2. Отмеченные нами механизмы адаптации обеспечивают большую продолжительность (10—12 мин.) резервного времени возможности сохранения гомеостаза у быстроаллюрных лошадей, в то время как у человека при такой концентрации смеси (или соответствующей высоте) оно составляет всего 1—1,5 мин., у собаки 1,5—2 мин. и т. п. (В. А. Скрыпин, 1957; L. Harrison, 1960).

Это обстоятельство может быть обусловлено двумя особенностями данного контингента лошадей. Во-первых, на протяжении многих поколений имел место строгий генетический отбор, в результате которого выделялись особи, обладающие особенно высокой резвостью, т. е. имеющие повышенную резистентность к условиям двигательной гипоксии. Во-вторых, с данными лошадьми проводится специальная индивидуальная тренировка, направленная на развитие скорости и осуществляемая путем выполнения работы максимальной интенсивности на протяжении 1—3 минут времени, в течение которого не может быть осуществлено только аэробное энергетическое обеспечение двигательной деятельности организма.

В наших исследованиях обнаружено тренирующее влияние многоповторных, относительно кратковременных воздействий гипоксическими смесями, чередующихся с дыханием атмосферным воздухом. Это сказывается, с одной стороны, в повышении устойчивости к острой кислородной недостаточности, характеризующимся увеличением резервного времени при высоких степенях гипоксии, а с другой стороны — снижением величины компенсаторных сдвигов функциональных систем. Адаптация лошадей к острой гипоксии сопровождается также выраженным увеличением их работоспособности. При дисперсионном анализе было выявлено влияние острой гипоксии на результаты выступлений подопытных лошадей в скачках в пределах 29—53% от неучтенных факторов, при высокой достоверности ($p<0{,}001$). При этом увеличивалось не только количество побед и призовых мест, но и значительно повышалась резвость лошадей (табл. 8).

Следовательно, между повышением резистентности организма к острой кислородной недостаточности и развитием работоспособности существует тесная взаимосвязь. Это обусловлено тем, что важным компонентом энергообеспечения жизненных процессов и работоспособности является адекватность кислородного снабжения организма.

Активация внешнего дыхания и кровообращения, стимуляция эритропоэтической и эритрорезервной функций крови, развитие окислительно-восстановительных энергообразующих систем являются основными показателями приспособляемости организма к мышечной работе и умеренной гипоксической гипоксии. Адаптация к

высоким степеням острой гипоксии характеризуется перестройкой тканевых механизмов в направлении экономного расходования кислорода и активации анаэробных форм энергообразования, являющихся также важным фактором в развитии работоспособности.

Таблица 8

Средняя резвость на 100 м у чистокровных лошадей в скачках (в секундах)

Условия исследования / Этапы исследований	При дистанции скачки 1200—1500 метров	При дистанции скачки 1800—2000 метров
Без влияния острой гипоксии (контроль)	6,62±0,025	6,77±0,051
Под влиянием одного цикла острой гипоксии	6,54±0,026 $p<0{,}05$	6,56±0,032 $p<0{,}01$
Под влиянием повторных циклов острой гипоксии	6,46±0,022 $p<0{,}001$	6,50±0,034 $p<0{,}001$

Различные формы нарушения адаптации в условиях интенсивной мышечной деятельности и острой гипоксической гипоксии в основном отражают неспособность организма поддерживать оптимальный уровень кислородного режима, что в одном случае сопровождается снижением работоспособности, а в другом — сокращением резервного времени жизнеобеспечения.

Нарастание гипоксических явлений в организме характеризуют данные величин кислородного долга, биохимические показатели гликолитических процессов, понижение оксигенации венозной крови и напряжения кислорода в мышечной ткани. Если кислородный долг и показатели гликолиза, в силу своей физиолого-биохимической сущности, отражают характер анаэробных процессов жизнеобеспечения, то динамика оксигенации венозной крови и напряжения кислорода в мышцах в основном зависит от уровня окислительно-восстановительных процессов и развития кислородтранспортных систем в организме.

Расширение в процессе тренинга диапазона функциональных возможностей внешнего, дыхания, кровообращения и эритроцитарной системы, взаимосвязь и соответствие их деятельности уровню тканевого метаболизма определяют максимальное потребление кислорода организмом при предельных мышечных нагрузках.

Кислородный режим является важной интегративной функцией организма и его нарушение сопровождается снижением работоспособности, что особенно наглядно проявляется при многоповторных и интервальных нагрузках максимальной интенсивности. Способность организма обеспечивать необходимый уровень кислородного баланса определяется, в первую очередь, адаптационными сдвигами нейро-гуморальной регуляции, а также в системах дыхания, кровообращения, крови и тканевого метаболизма, играющих первостепенную роль в обеспечении работоспособности. Нарушение координационых процессов непосредственно связано с явлениями утомления, перетренированностью и снижением работоспособности.

Весьма показательно, что кислородная недостаточность, сопровождающая мышечные напряжения, является основным компонентом воздействия на организм, приводящим к развитию высокодифференцированных приспособительных механизмов и совершенствованию координационных функций, определяющих, в конечном счете, повышение работоспособности. Это обусловлено генерализованным характером влияния кислородной недостаточности, вызывающим развитие механизмов, обеспечивающих повышение возможностей организма в борьбе с явлениями гипоксии. При этом важно отметить специфическую роль влияния кислородной недостаточности на деятельность красного костного мозга, сопровождающуюся выраженным эритроцитозом, стимулирование анаэробных систем энергообеспечения и развитие нервно-регуляторных функций.

В процессе систематического тренинга отмечается кумулятивный характер влияния на организм мышечной работы, что отражается на динамике физиологических функций как в состоянии относительного покоя, так и при двигательной деятельности. В частности, под влиянием тренинга наблюдается брадикардия, увеличение количества эритроцитов и содержания гемоглобина, повышение оксигенации венозной крови, что является результатом комплекса адаптационных изменений на клеточном и системном уровнях организма. По мере нарастания тренированности при выполнении нагрузок средней интенсивности отмечаются менее выраженные сдвиги со стороны функциональных систем организма. Вместе с тем, при мышечной работе максимальной интенсивности проявляется способность к более выраженным физиологическим сдвигам, являющаяся отличительной чертой тренированного организма и обусловленная совершенствованием его нейро-гуморальной регуляции и морфо-функциональной перестройкой.

Изучение развития компенсаторных механизмов и регуляторных функций позволяет диагностировать адекватность или нарушения адаптации организма при предельных мышечных нагрузках, определять оптимальные режимы тренировки, выявлять индивидуальные особенности ответных реакций и характеризовать состояние тренированности лошадей. Исследования, проведенные нами в этом направлении, составили основу практического разрешения некоторых вопросов подготовки лошадей к скаковым испытаниям и

конноспортивным соревнованиям. В частности, были определены объем и интенсивность тренировочных нагрузок для лошадей, участвующих в троеборье, стипль-чезах и скачках, разработаны режимы тренинга для отдельных периодов подготовки, установлены характер и повторность скоростных нагрузок, а также дополнительные средства и приемы развития выносливости и скоростных качеств их организма на разных этапах тренировки. Практическое использование разработанных методик подготовки лошадей обеспечило успех сборной команды СССР в чемпионатах Европы по троеборью (I место в 1962, 1965; II место в 1969; 1971 гг.) в Большом Пардубицком стипль-чезе и в различных традиционных призах в Чехословакии (1960—1970 гг.), а также в других международных соревнованиях.

В проблеме развития работоспособности важное значение имеет комплексное влияние на организм двигательной и гипоксической гипоксии. Наиболее естественная и простая форма этого воздействия — активная мышечная деятельность в условиях среднегорья. Наши исследования выявили важную роль активной двигательной деятельности в условиях кислородной недостаточности во внешней среде на развитие работоспособности у лошадей. Разная степень гипоксии в диапазоне высот 1000—2400 м над уровнем моря определяет не только различный характер адаптивных реакций, но и работоспособность.

Многие вопросы проведенного нами изучения процессов акклиматизации и работоспособности лошадей в среднегорье нашли практическое разрешение при подготовке сборной команды СССР по конному спорту к XIX Олимпийским играм в Мехико. Разработанные режимы тренировки лошадей в период акклиматизации к условиям среднегорья обеспечили высокий уровень их работоспособности и устойчивости к кислородной недостаточности, что позволило нашим всадникам на этих крупнейших состязаниях показать отличные спортивные результаты.

Особый интерес представляет факт значительного повышения работоспособности лошадей после спуска с гор на равнину. В основе этого явления бесспорно лежит более высокая устойчивость к кислородной недостаточности, образующаяся при адаптации к хронической гипоксической гипоксии. В результате генерализованного воздействия на организм гипоксической гипоксии и мышечной работы в условиях гор возникают изменения на всех уровнях адаптационных систем, приводящие к расширению функциональных возможностей и оказывающие существенное влияние на проявление повышенной работоспособности лошадей в соревнованиях и испытаниях в течение одного-двух месяцев после спуска на равнину. Повышенная работоспособность обеспечивается, на наш взгляд, как за счет совершенствования кислородтранспортных систем организма, так, вероятно, и вследствие развития тканевой адаптации. При этом важное значение имеет соотношение режимов мышечной работы и кислородной недостаточности во внешней среде, что являет-

ся определяющим фактором адекватности их влияния, обусловливающим совершенствование приспособительных механизмов, расширение возможностей аэробного и анаэробного энергообеспечения, развитие координационных функций.

Умеренная степень кислородной недостаточности, наблюдаемая в среднегорье, даже в сочетании с двигательной гипоксией раскрывает возможности адаптации организма лишь по истечении довольно продолжительного времени, что свидетельствует об определенной последовательности формирования и «включения» компенсаторных реакций в этих условиях. Экспериментальная острая гипоксия при дыхании газовыми смесями с содержанием в них 15%, 10% и 5% кислорода выявила одновременое включение компенсаторных механизмов на всех уровнях адаптационных систем. При этом адекватный характер реакций у большинства животных, заключающийся в умеренной интенсификации функций дыхания и кровообращения, активации аэробных и анаэробных систем энергообеспечения при совершенной регуляции физиологических процессов, обеспечивает относительную продолжительность их жизнедеятельности. Наблюдаемое у некоторых лошадей нарушение координации регуляторных процессов, приводит к неадекватным сдвигам вегетативных функций и нерациональному изменению соотношения деятельности энергообразующих систем, что характеризует некомпенсированные стадии гипоксии.

Исключительная способность быстроаллюрных лошадей длительно сохранять гомеостаз в условиях дыхания смесью с 5% O_2, сопровождающегося отрицательным балансом кислорода, свидетельствует о больших возможностях анаэробного энергообеспечения их жизнедеятельности. Воздействие высоких степеней острой гипоксии сопровождается быстрым формированием адаптивных реакций, что лежит в основе увеличения резервного времени жизни организма при резко выраженных формах кислородной недостаточности. Относительно кратковременная, в течение 3—5 дней, «гипоксическая тренировка» (переменно-повторное вдыхание гипоксических смесей) обеспечивает глубокое развитие компенсаторных функций, приводящее к повышению работоспособности лошадей, сохраняющейся около месяца. Этот способ специфического воздействия на организм, направленный на развитие работоспособности, имеет определенное практическое значение в тренинге быстроаллюрных лошадей.

Изучение функционального состояния организма не только в условиях мышечной деятельности, но и при воздействии различных степеней гипоксической гипоксии позволяет расширить возможности отбора лошадей, наиболее перспективных в отношении работоспособности, а также, на наш взгляд, и в практике племенной работы.

Таким образом, экспериментальная кислородная недостаточность может быть использована в целях функциональной диагностики, изучения генетических особенностей резистентности организма, выявления характера приспособительных механизмов, их взаимосвязи и регуляции в экстремальных условиях.

Исследования соотношения параметров мышечной работы и различных степеней хронической и острой гипоксической гипоксии, формирования адаптивных реакций и их стабильности, а также развития рабочих качеств лошадей под влиянием кислородной недостаточности открывает новые перспективы в решении вопросов, связанных с работоспособностью человека и животных.

ВЫВОДЫ:

1. Для успешного решения проблемы повышения работоспособности спортивных лошадей большое значение имеют исследования, связанные с воздействием на организм животных дефицита кислорода, возникающего как при мышечной работе, так и при гипоксической гипоксии. Последнее обусловлено значительным сходством физиологических механизмов, определяющих адаптацию организма к этим формам кислородной недостаточности.

2. Изучение влияния кислородной недостаточности на организм лошади целесообразно проводить в динамике с привлечением комплекса методов, позволяющих оценивать функциональное состояние кислородтранспортных систем (внешнее дыхание, кровообращение, красная кровь), тканевого метаболизма и механизмов регуляции.

3. Резистентность лошадей к двигательной гипоксии обусловлена как врожденными приспособительными механизмами, так и развитием адаптивных реакций, главным образом, кислородтранспортных систем в процессе тренинга.

Реакции лошадей на мышечные нагрузки, а также их работоспособность определяются прежде всего степенью развития двигательной гипоксии и способностью адаптации к ней. Чем выше способность лошади адаптироваться к кислородной недостаточности, тем выше ее потенциальные возможности проявлять высокие спортивные результаты в соревнованиях.

4. Рационально избранный режим периодического повторения мышечной работы максимальной интенсивности, сопровождающейся выраженной кислородной недостаточностью, приводит к адаптационным сдвигам, которые способствуют широкому развитию функциональных возможностей и повышению работоспособности лошадей.

5. При адаптации к хронической гипоксической гипоксии в условиях среднегорья необходимо обращать внимание на индивидуальные особенности физиологических реакций лошадей, характеризующих различную чувствительность их к новым условиям среды обитания.

При переводе спортивных лошадей на относительно небольшую высоту — 1000—1800 метров над уровнем моря — у них наблюдается прежде всего интенсификация внешнего дыхания и кровообра-

щения и повышение уровня окислительных процессов; увеличение кислородной емкости крови практически отсутствует.

На большей высоте — 2400 м над уровнем моря — наряду с изменениями функций внешнего дыхания и кровообращения отмечается увеличение кислородной емкости крови: рост количества эритроцитов в среднем на 6% и гемоглобина на 5%.

6. Эффективность адаптации к сочетанному воздействию двигательной и хронической гипоксической гипоксии определяется сроком акклиматизации в среднегорье и соотношением параметров, характеризующих величины кислородной недостаточности и мышечных нагрузок в процессе тренинга. Исследование указанных факторов позволяет оценивать уровень работоспособности лошадей в условиях хронической гипоксической гипоксии и прогнозировать его изменения.

7. Работоспособность спортивных лошадей непосредственно после перевода их в среднегорье снижается. На высоте 1000—2400 м над уровнем моря через 20—25 дней активного тренинга работоспособность лошадей восстанавливается, что обусловлено развитием адаптационных процессов на всех функциональных уровнях. После тренировок в среднегорье при спуске на равнину наблюдается повышение работоспособности лошадей, сохраняющееся около одного-двух месяцев, что является следствием адаптации к более выраженной кислородной недостаточности в условиях гор.

8. Исследования при воздействии острой гипоксической гипоксии, создаваемой вдыханием азотно-кислородных смесей с содержанием в них 15%, 10% и 5% кислорода, позволяют выявить различную индивидуальную устойчивость лошадей к дефициту кислорода. Высокая степень гипоксии (дыхание смесью с 5% кислорода) способствует раскрытию индивидуальных резервных возможностей адаптации в условиях постепенного ее срыва ,что не может быть установлено при меньших степенях гипоксии.

9. Воздействие острой гипоксической гипоксии вызывает у лошадей значительное увеличение минутного объема дыхания, усиление кровообращения, перераспределение крови, повышение скорости деоксигенации эритроцитов, гипогликемию, увеличение активности гликолитических ферментов, падение напряжения кислорода в мышцах.

Наиболее выраженные адаптивные изменения наблюдаются при дыхании смесью, содержащей 5% кислорода.

10. Быстроаллюрные лошади обладают относительно высокой устойчивостью к острой гипоксии, позволяющей им переносить экспозицию смеси с 5% кислорода до 10—12 минут без нарушения гомеостаза, что обусловлено генетическим фактором их резистентности к кислородной недостаточности, возникающей при мышечной работе. В основе повышения двигательной работоспособности и устойчивости к кислородной недостаточности лежат общие физиологические механизмы и прежде всего высокоэффективная функциональная способность систем транспорта кислорода к тканям, а также развитие анаэробных систем энергообразования.

11. Предложенный нами режим многократного воздействия острой гипоксической гипоксии оказывает тренирующее влияние и существенно повышает устойчивость лошадей к кислородной недостаточности. На фоне интенсивной двигательной тренировки периодические, кратковременные воздействия острой гипоксии приводят к повышению работоспособности, сохраняющейся около одного месяца.

12. Изучение воздействия гипоксической гипоксии на организм в сочетании с различными режимами двигательной тренировки открывает новые перспективы повышения работоспособности быстроаллюрных лошадей.

В настоящее время можно указать на три основных пути реализации этой проблемы:

сочетание двигательной гипоксии с хроническим недостатком кислорода во внешней среде;

применение на фоне двигательной тренировки кратковременных воздействий высоких степеней острой гипоксии;

выявление наиболее устойчивых к кислородной недостаточности животных и использование их в состязаниях, требующих проявления большой выносливости.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. В современные системы тренировки быстроаллюрных лошадей предлагаем включать многоповторные (3—6), кратковременные (15—30 сек.) нагрузки максимальной интенсивности с интервалом между ними от одной до пяти минут. Такие нагрузки необходимы для создания выраженной двигательной гипоксии, на основе которой развиваются приспособительные реакции на системном и тканевом уровнях, обеспечивающие повышение работоспособности лошади.

2. Для более выраженного воздействия на организм кислородной недостаточности и последующей адаптивной перестройки функциональных систем, определяющих повышение работоспособности, целесообразно проводить тренировки в условиях среднегорья на высоте 1000—1800 м над уровнем моря. Особое значение такие тренировки могут иметь при подготовке сборных команд страны к международным соревнованиям, выступлениям лошадей на побитие рекордов и другим ответственным состязаниям. С этой целью следует шире использовать базу Малокарачаевского конного завода (район Кисловодска), оборудовав ее соответствующими дорожками, тренировочными полями и необходимыми помещениями.

3. Для активации механизмов адаптации, определяющих повышение работоспособности лошадей при подготовке их к ответственным соревнованиям, можно рекомендовать включение в систему

тренинга многократное кратковременное воздействие на организм гипоксическими смесями с содержанием кислорода от 15% до 5%. Время воздействия гипоксическими смесями, содержащими 15%, 10% и 5% кислорода — до 5—20 минут каждой, с промежуточным вдыханием атмосферного воздуха (2—3 мин.) в течение трех-пяти дней.

Диссертация изложена на 255 стр., состоит из трех глав, иллюстрирована 27 рисунками и 59 таблицами. Список литературы, использованной при изложении диссертации, содержит 398 отечественных и 118 зарубежных наименований.

При выполнении различных разделов работы участвовали сотрудники лаборатории физиологии ВНИИКоневодства, а также лабораторий функциональной диагностики и биохимии ВНИИФКа, подробный перечень которых приведен на стр. 163 диссертации.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы:

1. Оксигемометрия как метод определения тренированности спортивной лошади. Коневодство, № 12, 1959 г.
2. Значение показателей артериального давления в контроле тренинга спортивных лошадей. Труды ВНИИВС, т. XVI, 1960 г.
3. Ветеринарный контроль за тренингом. Коневодство и конный спорт, № 2, 1961 г.
4. О спортивной форме верховых лошадей. Коневодство и конный спорт, № 7, 1966 г. (в соавт.).
5. Об оксигенации артериальной и венозной крови. Теория и практика физической культуры, № 12, 1966 г.
6. Физиологические основы подготовки спортивных лошадей. В кн.: Методические советы по конному спорту. Изд. МВА, 1966 г.
7. Проблемы Олимпийского среднегорья. Коневодство и конный спорт, № 10, 1967 г.
8. Еще о тренинге чистокровной лошади. Коневодство и конный спорт, № 4, 1968 г.
9. Выносливость и пути ее повышения. Коневодство и конный спорт, № 5, 1968 г. (в соавт.).
10. Акклиматизация и адаптация спортивных лошадей в среднегорье. Коневодство и конный спорт, № 9, 1968 г. (в соавт.).
11. Конный спорт, изд. ФиС, 1968 г.(в соавт.).
12. Дыхательная функция крови. Коневодство и конный спорт, № 4, 1969 г., (в соавт.).
13. Кислородная емкость и газовый состав крови лошадей. Коневодство и конный спорт, № 5, 1969 г. (в соавт.).
14. Олимпийские проблемы конников. Теория и практика физической культуры, № 4, 1969 г. (в соавт.).
15. К вопросу изучения гипоксических состояний животных. В кн.: Ученые записки Кабардино-Балкарского университета, вып. 41, Нальчик, 1969 г.).
16. Изучение вопросов акклиматизации и работоспособности спортивных лошадей в условиях среднегорья. В кн.: Ученые записки Кабардино-Балкарского университета, вып. 41, Нальчик, 1969 г. (в соавт.).

17. Итоги подготовки и участия сборной команды СССР по конному спорту в XIX Олимпийских играх. М., 1969 г. (в соавт.).
18. Новая аппаратура. Коневодство и конный спорт, № 4, 1970 г. (в соавт.).
19. Адаптация к острой нарастающей гипоксии. В кн.: Вопросы акклиматизации и тренировки спортсменов в среднегорье, М., 1970, вып. 2, (в соавт.).
20. Влияние острой гипоксии на крупных животных. Сельскохозяйственная биология, том VI, № 2, 1971 г.
21. Определение степени тренированности лошадей. Коневодство и конный спорт, № 4, 1971 г. (в соавт.).
22. Гипоксическая тренировка верховых лошадей. Научная конференция по вопросам технологии племенного, спортивного и продуктивного коневодства, тезисы, Рязань, 1971 г.
23. Об изучении внутренней среды организма при мышечной работе. Коневодство и конный спорт, № 11, 1971 г. (в соавт.).
24. Адаптация лошадей к хронической и острой гипоксии. Россельхозиздат, М., 1972 г. (в соавт.).
25. Выработка устойчивости к гипоксии. Коневодство и конный спорт, № 11, 1972 г. (в соавт.).
26. Методика изучения физиологических процессов у движущейся лошади с помощью многоканальной контактной связи. Научн. труды ВНИИК, т. XXVI, ч. II, 1973 г. (в соавт.).
27. Динамика напряжения кислорода в мышце лошади во время работы. Научн. труды ВНИИК, т. XXVI, ч. II, 1973 г. (в соавт.).
28. Проблема адаптации лошадей к двигательной гипоксии. Научн. труды ВНИИК, т. XXVI, ч. II, 1973 г.
29. Динамика физиологических и биохимических показателей у лошадей в условиях двигательной и острой гипоксии. Научн. труды ВНИИК, т. XXVI, ч. II, 1973 г. (в соавт.).
30. О заводском и ипподромном тренинге скаковых лошадей. Научн. труды ВНИИК, т. XXVI, ч. II, 1973 г.
31. Способ повышения работоспособности быстроаллюрных лошадей. Изобретение, авторское свидетельство № 276610, 1970 г.